植 物 分 类 学 报 35(4):303～310(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

晚古生代的科达科——起源和演化的研究*

王士俊
(中国科学院植物研究所,北京 100093)

A STUDY ON ORIGIN AND EVOLUTION OF CORDAITACEAE IN LATE PALEOZOIC

Wang Shi-jun
(*Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)

Abstract The Cordaitaceae was widely distributed throughout the Euramerican Flora and Cathaysian Flora in the Carboniferous and Permian of the Late Paleozoic. It consists of three natural genera: *Mesoxylon*, *Shanxioxylon* and *Pennsylvanioxylon*. All of them can be found in the Cathaysian Flora, While in Euramerican Flora only Mesoxylon and Pennsy lvanioxylon were discovered.

The isolated organs of *Mesoxylon* have been identified as different organ genera:

Stem: *Mesoxylon* Scott et Maslen 1910. leaf: *Cordaites* Unger 1850. male strobilus: *Gothania* Hirmer 1933. female strobilus: *Cordaitanthus* Feistmantel 1876. ovule: *Mitrospermum* Arber 1910. pollen: *Sullisaccites* Millay et Taylor 1974, *Felixipollenites Millay* et Tayllor 1974.

And those of *Pennsylvanioxylon* are:

Stem: *Pennsylvanioxylon* Vogenellhner 1965. leaf: *Cordaites* Unger 1850. male and female strobilus: *Cordaitanthus* Feistmantel 1876. ovule: *Cardiocarpus* Brongniart 1881. pollen: *Florinites* sensu strictu Millay et Taylor 1974.

The isolated organs of *Shanxioxylon* are put into the same genera as those of *Pennsylvanioxylon* respectively, except for the stem(named as *Shanxioxylon* Tian et Wang 1987). Since its stem, leaf, male strobilus and ovule are quite different from those of *Mesoxylon* and *Pennsylvanioxylon*, *Shanxioxylon* is considered as the third natural genus of the Cordaitaceae, which is found only in the Cathaysian Flora at present.

The stem and reproductive organs of *Mesoxylon* are rather primitive. Its stem is similar to that of pteridophytes. The stem of *Pennsylvanioxylon* is rather advanced and quite similar to that of modern conifers, but its reproductive organs are quite primitive. The stem of

* 国家自然科学基金资助项目(39670055,39321001),并得到中国科学院生物科学与技术研究特别支持费课题(财政部专项)的资助。
1996-10-10 收稿。

Shanxioxylon lies between *Mesoxylon* and *Pennsylvanioxylon*, but its reproductive organs have advanced characteristics. It is supposed that *Shanxioxylon* is probably a kind of plant with great evolutionary plasticity, from which more advanced cordaites or even conifers might have been derived. In fact, stems of one species of *Shanxioxylon* are quite advanced. For example, it is of typical sympodial vasculature with sympodia undulate along the longitudinal direction, the same as that of modern conifers. *Shanxioxylon* is probably a kind of cordaites which possesses a great evolutionary potential and is a transitional type linking primitive cordaites and some primitive conifers.

In the Euramerican Flora, the earliest fossil record of cordaites is probably at Tournaisian stage of the Early Carboniferous. The appearence of cordaites, especialy the anatomical features, in this time is not clear. The only known organ with internal amatomical structures is an ovule *Mitrospermum bulbosum* Long. It is inferred that the cordaites in this time probably belong to *Mesoxylon*. At the Westphalian stage, cordaites become common, but mainly *Mesoxylon*, such as *M. sutcliffii*, *M. hultirame* etc., in the Lower Coal Measures, England. Later, *M.* sp. (cf. *M. multirame* or *M. sutcliffii*) also occurred in early Middle Pennsylvanian, America. *Pennsylvanioxylon* came to appear in this time. In the Middle Pennsylvanian, cordaites in North America reached its evolutionary peak. In addition to *Pennsylvanioxylon*, more advanced species of *Mesoxylon* (i. e. *M. thompsonii*) appeared. At the Stephanian stage(late Later Carboniferous) cordaites began to decrease. In the Permian, cordaites became rare except a few leaf impressions. An evolutionary line of cordaites in the Euramerican Flora is proposed based on the fossil record of the Late Paleozoic:

Progymnosperm→primitive *Mesoxylon* (such as *Mitrospermum bulbosum*, *Mesoxylon sutcliffii* etc.) → more advanced *Mesoxylon* (such as *M. thompsonii*) → *Pennsylvanioxylon* →extinct.

The earliest Cathaysian cordaites were living in the age of Early Carboniferous(Visean Stage). They were all impressions of leaves. The earlist anotomically preserved cordaitean fossils are the stem of *Mesoxylon* sp. in coal balls of the Hongtuwa Formation(early Late Carboniferous in age), Gansu Province. Lately, in coal balls of the Taiyuan Formation(early Early Permian in age), the advanced cordaites, such as *Shanxioxylon* and *Pennsylvanioxylon*, *appeared*. The fossils of cordaites in China are very abundant throughout the whole Permian beds, so it is convenient for us to study the late evolution of cordaites. Based on the available information, there probably existed two evolutionary lines in the Cathaysian Flora cordaites:

1. Progymnosperm→*Mesoxylon*→*Shanxioxylon*→*Pennsylvanioxylon*→extinct.

2. Progymnosperm→*Mesoxylon*→*Shanxioxylon*→ extinct or evolved into some new plants(such as early primitive conifers).

Key words Cordaitaceae; Late Paleozoic; Cathaysian Flora; Euramerican Flora; Origin; Evolution

摘要　科达科 Cordaitaceae 植物广泛分布于晚古生代的欧美植物区和华夏植物区,目前包括 3 个自然属:*Mesoxylon*、*Pennsylvanioxylon* 和 *Shanxioxylon*。根据目前资料,欧美植物区只见有前两个属,而在华夏植物区这 3 个属则都有分布。本文详细讨论了这 3 个属的茎的初生构造、雄性球果穗及胚珠, 认为在这 3 个属中 *Mesoxylon* 最原始,*Pennsylvanioxylon* 较进化,Shanxioxylon 的茎的初生构造虽具一定的原始性(如具中始式叶迹),但其生殖器官却相当进化。因此,本文提出 *Shanxioxylon* 是一种可塑性较强的科达植物,能够适应环境的变化, 最终有可能演化为新的植物类群,如某种早期的松杉类;*Pennsylvanioxylon* 则是一种较为特化的植物,其结局是走向绝灭。结合地层中科达科化石的分布情况,本文认为最早出现的科达植物应是 *Mesoxylon*, 它可能是由某种前裸子植物演化而来, 再由其演化至 *Shanxioxylon* 和 *Pennsylvanioxylon*。由于气候和地理环境的不同, 华夏植物区和欧美植物区的科达植物各自沿着不同的路线进行演化。其中,欧美植物区科达科的 演化路线可能为:某种前裸子植物—→*Mesoxylon* 的较原始类型(如 *M. multirame*, *Mitrospermum bulbosum*)—→*Mesoxylon* 的较进化的类型(如 *M. thompsonii*) —→*Pennsylvanioxylon* 的较原始类型(如 *P. iowense*)—→ *Pennsylvanioxylon* 的较进化类型(如 *P. nauertianum*, *P. birame*)—→绝灭。华夏植物区科达植物的可能的演化路线则为:某种前裸子植物—→*Mesoxylon* —→*Shanxioxylon*—→ *Pennsylvanioxylon*—→绝灭,或某种前裸子植物—→*Mesoxylon* —→*Shanxioxylon*—→绝灭或演化为某种新的植物,如某种早期的松杉类。

关键词　科达科; 晚古生代; 华夏植物区; 欧美植物区; 起源演化

晚古生代的石炭、二叠纪时, 地球植被中出现了最早的具球果类裸子植物——科达植物。由于其在许多方面具有松杉类的特征,因此, 古植物学家及一些现代植物分类学家都将科达植物视为最原始的松杉类植物或松杉类的姐妹类群。科达植物一般被列为一个目——科达目(Cordaitales)。根据生殖构造的不同,又可将该目分为 3 个科:科达科(Cordaitaceae)、Vojnovskyaceae、Rufloriaceae。其中科达科分布于当时位于热带-亚热带的欧美植物区和华夏植物区 ,后两个科则分布于温带的安加拉植物区。欧美植物区的分布范围包括现今的北美及西欧地区。华夏植物区分布于亚洲的大部分地区,其中我国是华夏植物区的最主要分布区。

1　科达科的组成

1.1　欧美植物区的科达植物

欧美植物区目前已确认有两个科达植物自然属, 它们各自有一套营养及生殖器官组合,这些器官在分散保存时有其独立的属名(器官属)。这两个自然属分别以其茎的名称命名,即用茎的名称代表整个植物体的名称。

1.1.1　*Mesoxylon* 属

茎:*Mesoxylon* Scott et Maslen 1910。叶:*Cordaites* Unger 1850。雄性球果穗:*Gothania* Hirmer 1933。胚珠:*Mitrospermum* Arber 1910。雌性球果穗:*Cordaitanthus* Feistmantel 1876。花粉:*Sullisaccites* Millay et Taylor 1974。*Felixipollenites* Millay et Taylor 1974。

1.1.2　*Pennsylvanioxylon* 属

茎:*Pennsylvanioxylon* Vogenellhner 1965。叶:*Cordaites* Unger 1850。雄、雌性球果穗: *Cordaitanthus* Feistmantel 1876。胚珠: *Cardiocarpus* Brongniart 1881。花粉:

Florinites sensu strictu Millay et Taylor 1974。

这两个自然属的时代分布自晚石炭世中期的威斯法 A 期(Westphalian A)至晚石炭世晚期的斯蒂芬 B 期(Stephanian B)。

1.2 华夏植物区的科达植物

华夏植物区的科达植物可归入 *Mesoxylon*、*Shanxioxylon* 和 *Pennsylvanioxylon* 3 个自然属内。其中 *Mesoxylon* 属目前仅见于甘肃靖远红土洼组煤核中,其时代为晚石炭世早期的纳缪尔 C 期(Namurian C),且仅知一种茎 *M. sp.*,其他营养器官和生殖器官的情况尚不清楚。另外两个自然属发现于山西、山东及苏北等地的太原组煤核中,其时代为早二叠世早期,大致相当于北美的狼营期(Wolfcampian)。*Shanxioxylon* 的茎的特征介于 *Mesoxylon* 和 *Pennsylvanioxylon* 之间,与这种茎有联系的生殖器官(包括雄性球果穗及胚珠等)与 *Mesoxylon* 和 *Pennsylvanioxylon* 的亦不相同。

2 科达科 3 个属的解剖学特征

2.1 茎

Rothwell(1977)指出,维管构造被认为是植物的营养构造中最保守的,因此是划分植物类群的潜在的重要标准,特别是初生维管构造,它受环境等因素的影响不大,因而在讨论植物的演化上具有重要价值。初生维管构造主要包括两方面的内容:初生木质部的成熟方式和茎的初生维管系统。

2.1.1 *Mesoxylon* Scott et Maslen

Mesoxylon 的初生维管系统包括两种类型:一种以 *M. multirame* 和 *M. priapi* 为代表,它们无合轴构造,位于髓边缘的中始式初生木质部束都是叶迹,茎的初生维管系统就是由这些叶迹所构成。螺旋状叶序,叶序数多为 8/21(Trivett & Rothwell, 1985; Whiteside, 1974)。另一种以 *M. thompsonii* 为代表,已形成不太明显的合轴构造,因此茎的初生维管系统是由合轴构成的,但叶迹为中始式(Costanza, 1985)。

2.1.2 *Pennsylvanioxylon* Vogenellhner

茎具明显的合轴构造,因此其初生维管系统是由合轴构成的。叶迹为内始式,螺旋状叶序,叶序数多为 5/21(田宝霖,王士俊,1988,1987;Costanza, 1985;Rothwell & Warner, 1984)。

2.1.3 *Shanxioxylon* Tian et Wang

茎具明显的合轴构造,但叶迹是中始式的。螺旋状叶序,叶序数多为 8/21(田宝霖,王士俊,1988,1987)。

从茎的初生维管构造来看,显然以 *Mesoxylon multirame* 和 *M. priapi* 为代表的类型最为原始,因为它们尚不具合轴构造。根据 Namboodiri & Beck(1968),合轴是中柱演化至最高阶段的产物,因此具合轴构造的茎要比不具合轴构造的茎进化。*Shanxioxylon* 和 *Pennsylvanioxylon* 均具明显的合轴构造,但前者似乎要原始些,因其叶迹是中始式的,而后者的是内始式的,一般认为中始式木质部要比内始式的原始。

在茎的其他解剖特征上,这 3 个属也有不同。*Mesoxylon* 与种子蕨植物的茎(如 *Medulosa*, *Lyginopteris* 等)很相似:它们的皮层较厚且均具发育的皮下厚壁组织,髓较

大,叶迹中始式,双叶迹等。*Pennsylvanioxylon* 与现代松杉类的茎较相似,如:皮层较薄且不具或具发育微弱的皮下厚壁组织,髓较小,叶迹内始式,多为单叶迹等。*Shanxioxylon* 则介于前两者之间,如:皮层中可发育有一定数量的厚壁组织,叶迹中始式,单或双叶迹等。

因此,从茎的解剖构造来看,在科达科的 3 个属中 *Mesoxylon* 最为原始,接近种子蕨植物,其中 *M. thompsonii* 较为进化,已具不太明显的合轴构造。*Shanxioxylon* 比 *Mesoxylon* 要进化,*Pennsylvanioxylon* 的进化程度最高。三者间可能存在着这样的演化关系:不具合轴构造的类型(以 *M. multirame* 为代表)⟶具不太明显的合轴构造的类型(如 *M. thompsoni*)⟶具明显的合轴构造,但叶迹为中始式(如 *Shanxioxylon*)⟶具明显的合轴构造,且叶迹为内始式(如 *Pennsylvanioxylon*)。同时还伴随着髓和皮层等基本组织的发育程度的不断减弱的变化过程。

2.2　雄性球果穗

科达科的雄性球果穗的构造 3 个属有所不同。与 *Mesoxylon* 有联系的雄性球果穗称 *Gothania*,它的主轴较粗,横切面呈扁平状。与 *Pennsylvanioxylon* 有联系的雄性球果穗称 *Cordaitanthus*,其主轴较细,但横切面亦呈扁平状。这两个属的生殖短枝及苞片均呈两列状着生于主轴上。与 *Shanxioxylon* 有联系的雄性球果穗暂时归入 *Cordaitanthus* 内,其主轴细,横切面为近等径的圆三角形或菱形,生殖短枝和苞片是呈螺旋状或四列状着生于主轴上。特别不同的是可能与 *Shanxioxylon sinense* 有联系的雄性球果穗 *Cordaitanthus rament-rarus*,其生殖短枝和苞片螺旋状着生于主轴上,生殖短枝的横切面呈扁状,长轴与主轴的表面平行,不育鳞片的数目很少,只有 8～10 枚(王士俊,田宝霖,1991a),是目前所知各个种中最少的。

现代松杉类球果的轴的横切面都是辐射对称的,因此可以认为科达科雄性球果穗中具辐射对称的主轴的种较进化,而呈扁平状的种较原始。Fry(1956)曾总结过科达科雄性球果穗的演化趋向,认为生殖短枝上鳞片数目的减少是一种进化特征,笔者同意他的观点。生殖短枝和苞片在主轴上呈螺旋状排列的特征在与另外两个属 *Mesoxylon* 和 *Pennsylvanioxylon* 的雄性球果穗中尚未见到,笔者认为它也是一种进化的特征。

因此,从主轴横切面形态、生殖短枝和苞片在主轴上的排列情况以及生殖短枝上不育鳞片的数目等几方面特征综合分析,与 *Mesoxylon* 有联系的雄性球果穗最原始,其次为 *Pennsylvanioxylon* 的,而 *Shanxioxylon* 的最进化。

2.3　胚珠

与 *Mesoxylon* 有联系的胚珠为 *Mitrospermum*,其主要特征之一就是呈扁的两侧对称形,且具明显的侧翼。与 *Pennsylvanioxylon* 有联系的胚珠为 *Cardiocarpus*,它虽亦呈扁平状但不具侧翼。与 *Shanxioxylon* 有联系的胚珠之一 *Cardiocarpus samaratus* 呈扁平状且具明显侧翼,基部不呈心形,而是收缩成短柄状,两翼及顶部和基部都向同一侧弯曲,因此在外形上呈真正的两侧对称形,即只沿垂直于扁平面的最小纵切面呈对称,与原始松杉类 *Lebachia* 的胚珠十分相似(王士俊,田宝霖,1991b;Rothwell,1982).因此,这种胚珠很可能是科达科目前所发现的胚珠中进化程度最高的。

3 科达科3个属间的关系

综上所述,从茎和生殖器官的解剖构造来看,*Mesoxylon* 属的茎及生殖器官均表现出一定程度的原始性,它的茎与某些种子蕨的茎很相似。*Pennsylvanioxylon* 的茎则相当进化,有些种已与现代松杉类的很相似,但其生殖器官的进化特征并不显著。*Shanxioxylon* 的茎的特征介于 *Mesoxylon* 和 *Pennsylvanioxylon* 之间,但生殖器官却表现出相当高的进化特征。如何解释这一现象? 我们认为 *Shanxioxylon* 可能是一种具较大可塑性的科达植物,由它可以演化为更为进化的科达植物,甚至是某种松杉类植物,而 *Pennsylvanioxylon* 则是一种特化了的、不再发生变化的科达植物,它的结局可能是走向绝灭。实际上 *Shanxioxylon sinense* 的茎已是相当进化了,如具典型的合轴构造,合轴在纵向上是呈波状弯曲的,在茎的径切面上表现为初生木质部形成一个个宽缓的突起(田宝霖,王士俊,1987). 这种特征在其他两个属中没有见到。在现代松杉类的茎中,其合轴在纵向上也是呈波状弯曲的(伊稍著,李正理译,1982)。

4 科达科的起源和演化

科达科究竟是由何种植物演化而来,目前尚未有定论。有人认为是由种子蕨植物演化而来(Whiteside,1974),但更多的人认为是由前裸子植物演化而来(Stewart,1983)。同样,科达科的演化过程以及绝灭问题也没有得到解决。Florin(1951)曾认为科达植物是松杉类的直接祖先,即后者自前者演化而来,但目前大多数学者都抛弃了这种观点,认为科达植物已经绝灭了,没有留下任何后裔。这一问题的最后解决还需要较长的时间,但我们可以根据现有的资料和研究成果对这一问题做一探讨。

4.1 欧美植物区科达科的演化

在欧美植物区,最早的科达科化石记录可能是早石炭世杜内期(Tournaisian)。这时期科达植物的面貌很不清楚,特别是其内部解剖构造了解得更少,唯一所知的具内部解剖构造的器官是一种胚珠 *Mitrospermum bulbosum*(Long,1970)。这种胚珠显然比较原始:较大,珠孔没有形成明显的珠孔道。推测该时期的科达植物可能属于 *Mesoxylon* 的原始类型。到了晚石炭世的 Westphalian A, 科达植物逐渐变得较为常见,但主要也是 *Mesoxylon*,如产于英国 Lower Coal Measures 地层的 *M. sutcliffii*、*M. poroxyloides*、*M. multirame* 等。北美最早的具解剖构造的科达科化石记录是在中宾夕法尼亚统下部地层(lower Middle Pennsylvanian,相当于 Westphalian B),为 *Mesoxylon* cf. *sutcliffii*。稍晚一些(Westphalian C),科达化石开始大量出现,主要是较进化的 *Mesoxylon*,如 *M. thomsonii*, 以及较原始的 *Pennsylvanioxylon*,如 *P. iowense* 等。到了晚石炭世末期(Stephanian),出现了进化的 *Pennsylvanioxylon*, 如 *P. nauertianum*、*P. birame*。但这时仍有 *Mesoxylon* 存在,如 *M. priapi*(Costanza,1985;Trivett & Rothwell,1985)。从早二叠世开始,欧美植物区已经没有矿化的科达植物化石发现,仅有少量的叶子印痕化石,对于研究科达植物的演化没有太多的价值。因此,在欧美植物区科达科的演化可能遵循着如图1这样一条途径:

二叠纪的科达植物(目前尚不清楚)

↑

较进化的 *Pennsylvanioxylon*(如 *P. nauertianum*, *P. birame* 等)

↑

较原始的 *Pennsylvanioxylon*(如 *P. iowense* 等)

↑

较进化的 *Mesoxylon*(如 *M. thompsonii*)

↑

原始的 *Mesoxylon*(如 *M. multirame*, *Mitrospermum bulbosum*)

↑

前裸子植物

图 1

4.2 华夏植物区科达科的演化

在华夏植物区，科达植物化石的最早记录可上溯至早石炭世维宪期(Visean)，但均为叶子的碎片，如湖南测水组及辽宁本溪木盂子组的 *Cordaites* cf. *principalis*，无法用来探讨科达植物的起源及演化。最早的具内部解剖构造的科达化石是发现于甘肃靖远红土洼组一号煤层(时代相当于晚石炭世早期的纳缪尔 C 期(Namurian C)煤核中的一种茎化石 *Mesoxylon* sp.。在晚石炭世中期和晚期地层中目前尚未发现具内部解剖构造的科达科化石，在探讨华夏植物区科达科演化过程中留下了一段空白。比较丰富的具内部解剖构造的科达化石发现于早二叠世早期地层中(主要是山西、山东和苏北一带的太原组)，且全为进化程度较高的种类，如 *Shanxioxylon* 和 *Pennsylvanioxylon*。从早二叠世中、晚期至晚二叠世早期地层中仍然有大量的科达植物化石存在，其中肯定不乏具内部解剖构造的化石类型，这对探讨科达科的晚期演化具有十分重要的意义。

就目前不太多的资料来看，华夏植物区最早的科达植物可能也是 *Mesoxylon*，与欧美植物区的情况可能较为一致。自晚石炭世早期开始，由于地理的隔绝，导致这两个植物区的科达植物沿着两个不同的演化路线进行平行演化，最终造成两者不仅在种的内容上不同，甚至在属的内容上也有所不同。由于目前对华夏植物区各时代地层中科达化石的内部解剖构造还缺乏系统的了解，很难恢复其整个演化过程，只能根据现有的资料大致勾划出该演化过程的粗轮廓。华夏植物区科达科可能存在着如图 2 这样两条演化路线。

5 结语

中国是华夏植物群的最主要分布区，科达科化石十分丰富，从早石炭世中晚期至晚

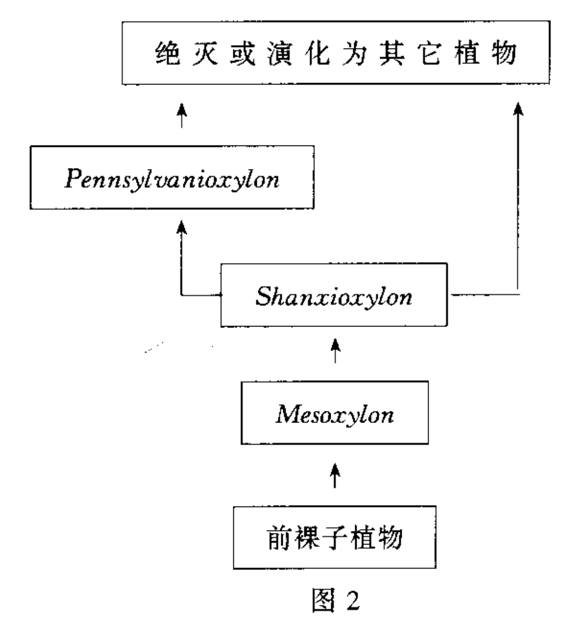


图 2

二叠世晚期均有分布，特别是二叠纪的科达科化石数量繁多、种类丰富、化石类型齐全，是欧美植物区所不能比拟的，为科达科的起源及演化的研究提供了宝贵的材料。

参 考 文 献

王士俊，田宝霖，1991a. 太原西山煤田太原组煤核中的科达植物雄性繁殖器官. 古生物学报，30(6)：743～749

王士俊，田宝霖，1991b. 晚古生代石化胚珠一新种. 植物学报，33(12)：958～962

田宝霖，王士俊，1987. 山西太原西山煤田太原组煤核中的科达茎化石. 古生物学报，26(2)：196～204

田宝霖，王士俊，1988. 山西煤核中科达茎 *Shanxioxylon sinense* 和 *Pennsylvanioxylon tianii* 的初生维管系统的研究. 古生物学报，27(1)：21～29

伊稍著，李正理译，1982. 种子植物解剖学. 上海：上海科学技术出版社

Costanza S H, 1985. *Pennsylvanioxylon* of Middle and Upper Pennsylvanian coals from the Illinois Basin and its comparison with *Mesoxylon*. Palaeontographica, Abt B, 197: 81～121

Florin R, 1951. Evolution in cordaites and conifers. Acta Horti Bergiani, 15: 285～388

Fry W L, 1956. New cordaitean cones from the Pennsylvanian of Iowa. J Paleontol, 30: 35～45

Long A G, 1977. Obserbations on Carboniferous seeds of *Mitrospermum*, *Conostoma* and *Lagenostoma*. Trans R Soc Edinb, 70: 37～61

Namboodiri K K Beck C B, 1968. A comparative study of the primary vascular system of conifers. Ⅲ. Stelar evolution in gymnosperms. Amer J Bot, 55: 464～472

Rothwell G W, 1977. The primary vasculature of *Cordaitanthus concinnus*. Amer J Bot, 64: 1235～1241

Rothwell G W Warner S, 1984. *Cordaixylon dumusum* n. sp. (Cordatales). I. Vegetative structures. Bot Gaz, 145: 275～291

Rothwell G W, 1982. New interpretations of the earliest conifers. Rev Palaeobot Palynol, 37: 7～28

Stewart W N, 1983. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge: Cambridge University Press.

Trivett M L, Rothwell G W, 1985. Morphology, systematics, and Paleozoic fossil plants: *Mesoxylon priapi* sp. nov. (Cordaitales). Syst Bot, 10: 205～223

Whiteside K L, 1974. Petrified cordaitean stems from North America. Ph. D. thesis, University of Iowa